Mitt. Bot. München 15	p. 175 - 191	15.09.1979	ISSN 0006-8179

MOOSBEWOHNENDE ASCOMYCETEN II. *)

ACROSPERMUM ADEANUM

von

P. DÖBBELER

Acrospermum adeanum v. HÖHNEL gehört zu den Riesen unter den Moosbewohnern, auch wenn sich die Ascocarpien mit bloßem Auge kaum erkennen lassen. Durch die Eigenschaft, das Substrat abzutöten und auf strohgelb verfärbten Moosen Fruchtkörper zu bilden, macht es auf sich aufmerksam. Es wundert daher nicht, daß der scharfsichtige ADE den Parasiten schon 1915, als erst wenige bryophile Pilze bekannt waren, entdeckte und mehrmals wiederfinden konnte. Des weiteren wurde die Art nur noch von RACOVITZA an verschiedenen Stellen in Rumänien beobachtet und eingehend dargestellt, so daß sie vergleichsweise gut bekannt ist. Wenn im folgenden Acrospermum adeanum erneut Gegenstand einer Untersuchung ist, so nicht, weil die Arbeiten RACOVITZAs schlecht bekannt sind oder die umstrittene Ordnungszugehörigkeit der Gattung (vergl. z.B. ERIKSSON 1967, PIROZYNSKI 1977, SAVILE 1968: 673, SHERWOOD 1977) entschieden wäre. Vielmehr haben Neufunde und Beobachtungen während der letzten Jahre dazu beigetragen, unsere Kenntnis der morphologischen und biologischen Eigenschaften des Pilzes, seiner Wirtswahl und Verbreitung zu erweitern.

*) I in Mitt. Bot. München 14: 1-360 (1978).

Acrospermum adeanum v. HÖHNEL, Sitzungsber. Kaiserl. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl., Abt. 1, 128: 569, Nr. 1162 (1919). RACOVITZA, Champ. bryoph. 30 (1959).

= Acrospermum savulescui RACOV., Bull. Sect. Sci. Acad. Roumaine 23: 401-407 (1941).

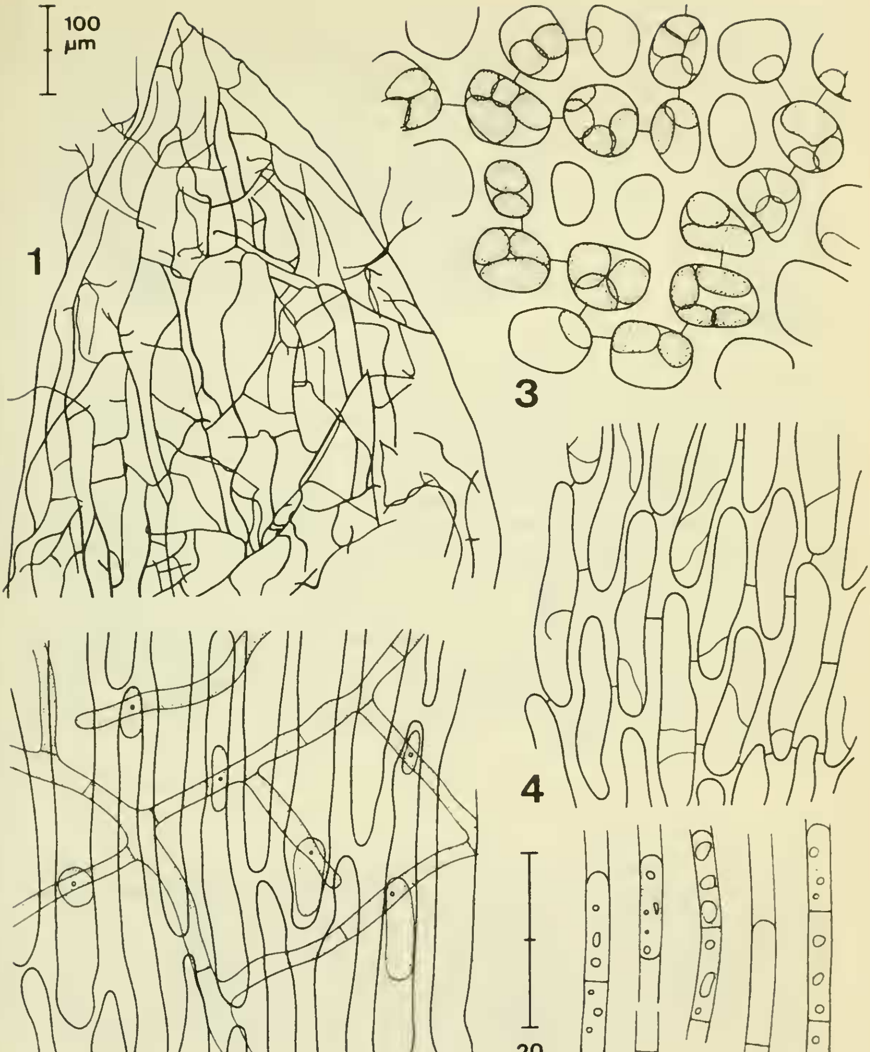
Fruchtkörper (550-) 600-850 x (160-) 200 x 330 (-380) µm, zylindrisch bis leicht keulenförmig mit abgerundetem Scheitel, drehrund oder von zwei Seiten her zusammengedrückt, gerade, seltener ein wenig gebogen, hell- bis dunkelbraun, mit weiß bereifter oder feinfilziger Oberfläche, die vor allem im Alter auch verkahlen kann; am Substrat mit einem gewöhnlich ausgeprägten Hyphenfilz locker befestigt, der gedrängt stehende Ascocarpien miteinander verbinden kann. - Ostiolum als helle, 50-90 µm im Durchmesser erreichende Scheibe, Öffnungskanal innen von feinfädigen Hyphen ausgekleidet. - Gehäuse in Aufsicht mit 4-8 µm dicken, braunen Hyphen, die in divergierende Richtungen verlaufen. - Im Schnitt mit 30-50 µm dicker Wand, innen einige plasmareiche, kleine Zellen, die kontinuierlich in die Paraphysen übergehen; in der Mitte eine mächtige Schicht aus (im Querschnitt) 4-8 µm großen, kreisrunden bis elliptischen, sehr dickwandigen, farblosen Zellen, die sich auch verlängern und verzweigen können, meist aber regelmäßig angeordnet sind; außen dünnwandige, braune, tangential gestreckte und verlängerte Zellen; Oberfläche zerrissen. - Paraphysen um 1,5 µm dick, fadenförmig, langzellig, mit Anastomosen und spärlichen Verzweigungen, oben frei. - Asci bitunicat [1] (Abb. 8, 9), 350-550 x (9-) 10-12 (-13) µm, zylindrisch, am Scheitel abgerundet, in einen langen, kurz 2-gabeligen Fuß gleichmäßig verschmälert. J -. - Sporen fadenförmig, kürzer als die Asci und 2-3 µm dick, aus zahlreichen, 5,5-11 (-13) µm langen Zellen aufgebaut, farblos, glatt, an den Enden abgerundet, bündelförmig zu 8 gerade oder seltener verdreht im Ascus liegend, meistens

---

1) aber fraglich, ob typisch bitunicat (im Sinne LUTTRELLs 1951)

Abb. 1-5: Acrospermum adeanum (verschiedene Aufsammlungen)

1. Dicht von Hyphen überzogenes, noch grünes Blatt von Rhynchostegium murale aus dem weißfilzigen Bereich des Infektionsrandes.
2. Über die Zellen der Blattmitte von Campylium protensum verlaufende Hyphen mit intrazellulären Haustorien.
3. Unterer Blatteil von Barbula rigidula mit intrazellulären Hyphen.
4. Unterer Teil eines alten Blattes von Pterigynandrum filiforme mit kollabierten, plasmafreien Hyphen.
5. Verschieden große Sporenfragmente (artifiziell); die entsprechenden (ausgeschlüpften) Gegenstücke nicht gezeichnet.


100 µm
1
2
3
4
20 µm
5

so, daß eine zentrale Spore von 7 peripheren umgeben wird (Abb. 6); mit Konidienträgern (und/oder Haustorien?) auskeimend (Abb. 7). - Hyphen (1, 5-) 2-3 (-4) µm dick, farblos, verzweigt und anastomosierend, innerhalb der Wirtszellen (dann bis 6 µm dick, Abb. 3, 4) oder über die Blattfläche verlaufend (Abb. 1, 2) oder als Luftmyzel ausgebildet; intrazelluläre Haustorien etwa 3-7 µm im Durchmesser, kugelig bis ellipsoidisch (Abb. 2). Hyphen ohne Beziehungen zu Algen (weder Hyphenhüllen noch Haustorien).

Wahllos am Stämmchen und den Blättern toter, gelb verfärbter, pleurocarper Fels- und Rindenmoose.

Fruchtkörper

Die Ascocarpien - in biologischer Hinsicht nach INGOLD (1978) eher Perithecien als Apothecien - stehen mehr oder weniger senkrecht von der Oberfläche der Moosrasen ab, sind also bei den Rindenbewohnern annähernd waagerecht ausgerichtet. In ihrer filzigen Oberfläche siedeln sich gerne Chlorophyceen an, die bei alten Exemplaren sogar eine Grünfärbung hervorrufen können. Auch diese Algen sind nicht von Haustorien befallen. Im übrigen hängt der Grad der Färbung von der Exposition ab: Im Schatten gewachsene Fruchtkörper sind sehr hellbraun, stark belichtete fast schwärzlich.

Nur wenige Male wurden Ascocarpien mit einer ringförmigen Verdickung im oberen Drittel gefunden, die zerstreut zwischen normalen wuchsen. RACOVITZA (1941, 1946, 1959) hat sie häufiger beobachtet und auch anatomisch untersucht. Er macht eine vorübergehende Austrocknung und den dadurch erzwungenen Wachstumsstillstand für die Mißbildung verantwortlich.

Sporen, Keimkonidien

In Quetschpräparaten liegen merkwürdige Sporenfragmente (vergl. Abb. 5), die sich darauf zurückführen lassen, daß der Bruch nicht an den Querwänden selbst sondern in einer besonderen Weise im dazwischen liegenden Bereich der Zelle erfolgt. Nur die Sporenwand zerbricht, während sich der unverletzte Protoplast von den Wänden eines Bruchstückes ablöst und es beim Auseinanderweichen der beiden Teilsporen als leere Hülle zurückläßt. Die zueinandergehörenden Fragmente weisen also einerseits eine aufgebrochene Hülle ohne Plasma auf, andererseits das entsprechende Gegenstück mit der ebenfalls zerbrochenen Zellwand und dem hervorragenden, nur vom Plasmalemma bekleideten Protoplasten. Die Länge der beiden Teile ergibt die der

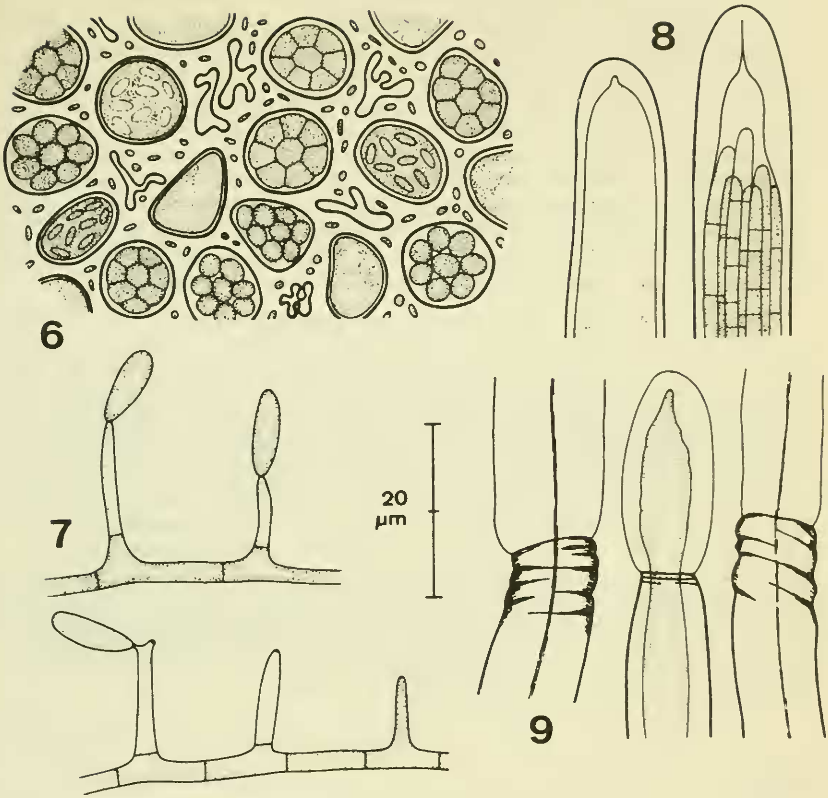


Abb. 6-9: Acrospermum adeanum (verschiedene Aufsammlungen)

6. Hymenium der Fruchtkörpermitte im Querschnitt: Paraphysen zwischen unreifen und reifen Asci sowie solchen, die ihre Sporen abgegeben haben und kollabiert sind.
7. Mit Konidienträgern auskeimende Sporen (Dö 2005).
8. Scheitel eines unreifen und reifen Ascus.
9. Durch Quetschen aufgesprungene bitunicate Asci.

betreffenden Zelle, ihre relative Größe hängt von der Lage des Bruches ab.

Beide der Bruchstelle benachbarten Septen wölben sich wegen des verlorengegangenen Widerstandes nach außen. Während die Enden mit den verlassenen Zellwänden als leere Hüllen ins Auge fallen, sind die Gegenstücke sehr schwer von unzerbrochenen Sporenenden unterscheidbar, da sich die dünnen Zellwände vom darüber hinausragenden Protoplasten kaum abheben. Obwohl die abgebildeten ein- oder wenigzelligen Stadien rein artifizielle Bildungen sind, scheinen auch unter natürlichen Bedingungen die Sporen in derselben Weise in allerdings wenige, dafür vielzellige Bruchstücke zu zerfallen, sofern sie nicht als ganze auf dem Substrat landen. Jedenfalls gelang es mehrmals, in der beschriebenen Weise durchbrochene Sporen auf den Wirtsblättern zu finden.

Die Sporen keimen unter Bildung von Konidienträgern (nur wenige Male beobachtet: Steiermark, Hochlantsch, Dö 2005. - Abb. 7). Die Wand einer Zelle wächst zu einem rechtwinkelig abstehenden, bis 20 µm langen, zum Scheitel verjüngten und basal mit einem Septum versehenen, unverzweigten Träger aus. Die einzelligen, ellipsoidischen, farblosen oder überreif auch hellbräunlichen und dann fein rauhen Konidien messen 8-11 x 3-4 µm. Sowohl am Träger als auch an den Konidien hinterbleibt eine Narbe. Über mit Konidien auskeimende Ascosporen macht weder INGOLD (1978), der Keimhyphen bei Acrospermum compressum TODE ex FR. beschreibt, noch WEBSTER (1956) in seinen Kulturversuchen eine Angabe, in denen er zu den Moniliales gehörende Nebenfruchtformen von A. compressum und A. graminum LIB. erhielt. In keinem Fall wurden Konidien an der Wand der Ascocarpien gesehen, wie es WEBSTER (l.c.) und ERIKSSON (1967) für A. graminum angeben.

Myzel

Das den Infekten vorauswandernde Luftmyzel besteht aus auffallend langen, bis 100 µm und mehr erreichenden, geraden und starren Zellen. Die Hyphen auf den Blättern verlaufen zwar durchweg regellos, überziehen aber bei stark gestreckten und engen Wirtszellen (Rhynchostegium murale) vorwiegend die längsgerichteten Antiklinen. Papillen (Pterigynandrum filiforme) werden umwachsen. Auch dicht von Hyphen überzogene Blätter (Abb. 1) können noch grün sein. Erst nach Bildung der Haustorien von den Haupthyphen oder kurzen, rechtwinkelig abstehenden Seitenzweigen (Abb. 2) beginnen die Zellen, rasch abzusterben. Wie bei anderen Moosbewohnern ist die feine Insertionsstelle der Saugorgane in Aufsicht als heller Punkt erkennbar.

Meistens verlängern sich die Haustorien nur wenig und werden nicht Bestandteil des intrazellulären Myzels, das die Wirtszellen weithin

durchzieht. Nur lange und schmale Zellen können von Hyphen ganz ausgefüllt werden. In vielen toten im mittleren Bereich der Herde ist keine Spur von Hyphen erkennbar, obwohl sie vermutlich einmal vorhanden waren. Dafür spricht die Beobachtung, daß am Infektionsrand Zellen nur dann sterben, wenn sie von Hyphen besiedelt sind. Zum anderen lassen sich immer wieder Stadien finden, bei denen das Plasma aus den Hyphen abtransportiert wird - bei Pilzen ein weit verbreitetes, aber wenig beachtetes Phänomen. Übrig bleiben leere Hyphenzellen mit kollabierten Wänden (Abb. 4), die schließlich auch verschwinden, während die feinen, von Perforationshyphen verursachten Durchbrechungen der Wirtszellwände noch eine ganze zeitlang auf das ehemals vorhandene Myzel hinweisen.

Wirtswahl

Die folgende Übersicht enthält sämtliche bekannten Wirtsarten (Nomenklatur nach NYHOLM 1954-1969) in alphabetischer Reihenfolge. Die Anzahl der Nachweise unter Berücksichtigung der (allerdings nicht immer eindeutigen) Literaturangaben steht jeweils hinter den Autoren.

Amblystegiaceae

1 Amblystegiella confervoides (BRID.) LOESKE, 1
2 Amblystegium juratzkanum SCHIMP., 1
3 Amblystegium serpens (HEDW.) BR. EUR., 5
4 Amblystegium varium (HEDW.) LINDB., 1

Pottiaceae

5 Barbula rigidula (HEDW.) MITT., 2

Brachytheciaceae

6 Brachythecium glareosum (BRUCH) BR. EUR., 2
7 Brachythecium laetum (BRID.) BR. EUR., 1
8 Brachythecium velutinum (HEDW.) BR. EUR., 10
9 Brachythecium sp., 1

Bryaceae

10 Bryum sp., 1

Amblystegiaceae

11 Campylium chrysophyllum (BRID.) J. LANGE, 1
12 Campylium protensum (BRID.) KINDB., 1
13 Cratoneuron filicinum (HEDW.) SPRUCE, 1

Hypnaceae

14 Ctenidium molluscum (HEDW.) MITT., 4
15 Eurhynchium praelongum (HEDW.) BR. EUR., 2

Fissidentaceae

16 Fissidens cristatus WILS., 1

Hypnaceae

17 Homomallium incurvatum (BRID.) LOESKE, 10
18 Hypnum cupressiforme HEDW., 4

Leskeaceae

19 Leskea polycarpa HEDW., 2

Leucodontaceae

20 Leucodon sciuroides (HEDW.) SCHWAEGR., 1

Mniaceae

21 Plagiomnium rostratum (SCHRAD.) KOP., 1

Hypnaceae

22 Platygyrium repens (BRID.) BR. EUR., 1

Leskeaceae

23 Pseudoleskeella catenulata (BRID.) KINDB., 2
24 Pseudoleskeella nervosa (BRID.) NYH., 1

Lembophyllaceae

25 Pterigynandrum filiforme HEDW., 8

Hypnaceae

26 Pylaisia polyantha (HEDW.) BR. EUR., 3

Brachytheciaceae

27 Rhynchostegium confertum (DICKS.) BR. EUR., 1
28 Rhynchostegium murale (HEDW.) BR. EUR., 3
29 Rhynchostegium rotundifolium (SCOP.) BR. EUR., 1

Grimmiaceae

30 Schistidium apocarpum (HEDW.) BR. EUR., 2

Pottiaceae

31 Tortella tortuosa (HEDW.) LIMPR., 3
32 Tortella sp., 1

Wahrscheinlich werden auch Homalia trichomanoides (HEDW.) BR. EUR. (Neckeraceae) und Isothecium myurum (BRID.) BRID. (Lembophyllaceae) befallen (nur sterile Infektionen gesehen).

Überraschend weit und damit ungewöhnlich selbst für Saprophyten unter den Moosbewohnern ist der Wirtskreis des Parasiten: zweiunddreißig Laubmoosarten in zweiundzwanzig Gattungen. Der Vergleich, wie oft einzelne Arten als Substrat beobachtet wurden, zeigt eine ausgeprägte Differenzierung in häufig und selten besiedelte Wirte. Brachythecium velutinum und Homomallium incurvatum mit je zehn und Pterigynandrum filiforme mit acht Nachweisen werden bei weitem bevorzugt, während andererseits über die Hälfte der Arten nur durch einen Fund belegt ist.

Der Löwenanteil der Wirte gehört zu den pleurocarpen Hypnobryales mit den Familien Amblystegiaceae, Lembophyllaceae, Leskeaceae, Leucodontaceae, (Neckeraceae) und insbesondere den Brachytheciaceae und Hypnaceae. Hingegen wurden Vertreter der akrokarpen, teilweise sehr artenreichen Ordnungen Eubryales (Bryum, Plagiomnium), Fissidentales (Fissidens), Grimmiales (Schistidium) und Pottiales (Barbula, Tortella) nur ein oder wenige Male als Wirte angetroffen. Sie weisen auch fast immer spärlichen Befall auf und wachsen überdies gewöhnlich als Begleitmoos in einem stärker infizierten Hypnobryales-Rasen.

Die Dicranales, Polytrichales und Sphagnales zum Beispiel stellen überhaupt keine Wirte. In diesem Zusammenhang will bedacht sein, daß sich der Spielraum eines Parasiten auch durch sein Nicht-Vorkommen definieren läßt. Das ist gerade bei dem nekrotrophen Acrospermum adeanum gut möglich, da es ins Auge fallende Verfärbungen des Substrates verursacht und große Fruchtkörper hervorbringt. So steht den etwa fünfzig Belegen eine Unzahl negativer Nachweise der letzten Jahre gegenüber, an vielen Bryophyten und Orten in Mitteleuropa während aller Jahreszeiten gewonnen.

In Mischrasen fallen alle Arten dem Schmarotzer zum Opfer. Selbst vor eingesprengten Lebermoosen wie Frullania dilatata (L.) DUM., Metzgeria furcata (L.) DUM., Plagiochila porelloides (TORREY ex NEES) LINDENB. und Radula complanata (L.) DUM. macht er nicht halt. Auf den beiden letztgenannten Moosen wurden sogar Fruchtkörper gebildet, wie vorher schon RACOVITZA (1960) ebenfalls bei R. complanata beobachtet hatte. Hyphen und Haustorien zeigen keine Unterschiede zu denen der Laubmooswirte. Dennoch dürfen diese Lebermoose nicht als echte Wirte betrachtet werden. Man könnte sie vielmehr mit BLUMER (1967: 67) Gelegenheitswirte nennen, "die nur ausnahmsweise befallen werden, wenn die Bedingungen für den Pilz sehr günstig, für die Nährpflanze aber sehr ungünstig sind." Beides mag zutreffen, wenn das auf einem guten Wirt erstarkte Myzel von allen Seiten auf ein konkurrenzschwaches Radula- Pflänzchen zuwächst. Gelegenheitswirte in diesem Sinne

finden sich wahrscheinlich auch bei einigen ins Wirtsverzeichnis aufgenommenen Arten wie Fissidens cristatus, Plagiomnium rostratum und Schistidium apocarpum. Von ihnen waren ebensowenig reine Rasen befallen wie bei den Lebermoosen.

Die Hypnobryales als die Wirtsordnung für Acrospermum adeanum gehören nach FREY (1977) zu den am weitesten abgeleiteten Laubmoosen und bilden eine natürliche, u.a. durch pleurocarpen Wuchs und prosenchymatisches Zellnetz charakterisierte Verwandtschaft. Zukünftige Funde werden neue Wirte ergeben (wohl selbstverständlich bei dem hohen Prozentsatz nur einmal als Substrat nachgewiesener Moose), den abgesteckten Rahmen aber nicht sprengen.

Neben der verwandtschaftsbezogenen Beschreibung der Wirte ist die bisher seltene Möglichkeit der ökologischen gegeben. Mit wenigen Ausnahmen handelt es sich um Stein- oder Felsmoose oder Holz-, meist Rindenbewohner von Laubbäumen, nicht aber etwa um Sumpfmoose. Überhaupt werden eher trockene Standorte besiedelt. Die saxicolen Moose - in derselben Häufigkeit unter den Wirten vertreten wie die corticicolen - erlauben eine weitere Eingrenzung: Sofern sie nicht auf neutral reagierendem Gestein wachsen, sind sie auf kalkhaltiges angewiesen oder ertragen es zumindest. Damit entspricht Acrospermum adeanum der ebenfalls an die Ökologie der Wirte gebundenen Bryosphaeria cinclidoti (DÖBBELER 1978: 158). Daß die acidophilen Hypnobryales Hylocomium splendens (HEDW.) BR. EUR. (Hypnaceae) und Plagiothecium (Plagiotheciaceae) mit einer ganzen Reihe verbreiteter rinden- oder felsbewohnender Arten nicht befallen werden, scheint hier seine Ursache zu haben.

Infektionsherde

Das radiäre Wachstum des Pilzes ist mit einer ausgeprägten Zonierung der meist annähernd runden Infektionsherde verbunden, die bis zu fünf Zentimeter im Durchmesser erreichen können. An der Peripherie wird in einem schmalen Saum viel Luftmyzel gebildet, das die grünen und noch gesunden Moose umspinnt. An der Innenseite dieses weißfilzigen (Kampf-) Bereiches werden die Wirte von Haustorien befallen und durch intrazelluläre Hyphen abgetötet, was eine strohgelbe Verfärbung des nächst inneren Ringes zur Folge hat. Sind in seinem äußeren Teil die oberflächlichen Hyphen auch noch vorhanden, werden sie schnell spärlicher und fehlen schließlich ganz. Statt dessen treten bisweilen schon Fruchtkörperinitialen auf. Die dritte Zone zeichnet sich durch oft reichen Besatz mit verschieden weit entwickelten Ascocarpien aus. Im Zentrum als dem ältesten Teil des Herdes haben sich die inzwischen angesiedelten Algen auf den bis zur Unkenntlichkeit zersetzten Pflanzen reichlich vermehrt.

Bei einem gut entwickelten Acrospermum -Befall lassen sich also vier konzentrisch angeordnete Bereiche unterscheiden, die freilich kontinuierlich ineinander übergehen und umgewandelt werden. Schon daher kann es zu keiner scharfen Begrenzung kommen. Das gilt weniger für die Peripherie des Herdes, denn die Luftmyzel- und Absterbezone sind voneinander gut getrennt. Die Ascocarpien treten immer erst im Bereich des dritten Ringes in einiger Entfernung hinter der Wachstumszone auf, ganz vergleichbar denen eines Flechtenthallus.

Von dem typischen Aussehen gibt es mancherlei Abweichungen. Die Infekte können so klein sein (vor allem bei weniger geeigneten Wirten?), daß für die geschilderte Differenzierung kein Raum bleibt. Manchmal fehlt das spinngewebeartige, weiße Myzel oder ist unauffällig. Ob solche Herde sich dann auch ausdehnen oder (vorübergehend) im Wachstum innehalten, sei dahingestellt.

Ähnliche Befallsbilder auf Pottiaceen ruft Nectria muscivora (BERK. & BR.) BERK. hervor. Auch hier bildet die Front des Herdes weißes Luftmyzel, das allerdings nicht für alle nekrotroph parasitischen Arten charakteristisch ist. Den Lizonien zum Beispiel und Bryostroma necans DÖBB. fehlt es. Bei diesen Infektionen - wie auch bei Schädigungen durch tierische Ausscheidungen - grenzen häufig in scharfer Linie braune, abgestorbene Pflanzen an grüne, lebende.

Durch pilzliche Parasiten hervorgerufene Ringe wurden auch von Laubmoosen in der Arktis und Antarktis beschrieben, wo sie weit verbreitet zu sein scheinen. WILSON (1951) beobachtete wiederholt sterilen Basidiomyceten-Befall in Rasen von Racomitrium ericoides (HEDW.) BRID. und anderen Moosen auf der Insel Jan Mayen in der Grönland-See. Bis zu zwölf konzentrisch ineinanderliegende Ringe bräunlich bis schwarz verfärbter Moose, die jeweils durch etwas breitere, blaß grüne Partien voneinander getrennt waren, bildeten ein zwei Meter im Durchmesser erreichendes System. Die auffällige Strukturierung in zwar zunächst geschädigte aber sich erholende, gesund werdende und abgestorbene Zonen beruht auf einer jahreszeitlich unterschiedlichen Virulenz des Pilzes.

Ein in mehrfacher Hinsicht abweichender Infektionstyp kommt nach LONGTON (1973) in den meisten Gebieten der maritimen Antarktis mit guter Bryophyten-Vegetation vor (auf Brachythecium, Bryum, Calliergon, Ceratodon, Dicranoweisia, Drepanocladus beobachtet). Die Ringe erreichen nur einen Durchmesser von zwanzig Zentimeter und bilden stellenweise durch Verschmelzung komplizierte Muster. Unmittelbar hinter der sich ausbreitenden Front liegt eine weißgefärbte, tote Zone, in der nur die Triebspitzen von Hyphen dicht umsponnen und durchgezogen sind. Ein brauner, nekrotischer Bereich im Stämmchen verhindert offenbar, daß das Myzel in die unteren Pflanzenteile eindringt. Schließlich brechen die abgestorbenen Spitzen ab, was zu einer Braunfärbung führt. Während der

Infekt größer wird, wachsen im Inneren die braunen Pflanzen durch Seitentriebe aus. Dadurch entsteht ein grünes, sich ständig vergrößerndes Zentrum. Hin und wieder kann dieser Bereich erneut besiedelt werden, so daß die Folge ein konzentrisches, durch zwei Infektionswellen hervorgerufenes Ringsystem ist.

Von absterbenden Ringen der Genera Brachythecium und Bryum wurde Thyronectria antarctica (SPEG.) SEELER var. hyperantarctica HAWKSW. (HAWKSWORTH 1973) beschrieben. Als Erreger kommt des weiteren ein unbestimmter, vermutlich zu den Plectomyceten gehörender Ascomycet in Betracht.

So verschieden die durch Acrospermum adeanum und Nectria muscivora verursachten Ringe und die der Polargebiete bezüglicher ihrer Erreger (Ascomyceten, Basidiomyceten), der Größe und Wachstumsgeschwindigkeit und insbesondere dem ganz abweichenden Einfluß auf die Laubmooswirte und ihre davon abhängende Struktur auch sind, sie haben doch eine ganze Reihe gemeinsamer Merkmale:

1) Die Ausdehnung der zunächst punktförmigen Infektionen in zentrifugaler Richtung verursacht im Laufe der Zeit eine Zonierung in Form abweichend gefärbter Ringe, da ja die inneren und äußeren Teile des Herdes verschieden alt und unterschiedlich lange dem Einfluß des Parasiten ausgesetzt sind.

2) Der Infektion wandert weißfilziges, oft mit dem bloßen Auge sichtbares Luftmyzel voraus, das die Blätter und Stämmchen dicht umspinnt. Die Funktion dieser Hyphen könnte zunächst einmal darin bestehen, möglichst schnell neues Substrat zu besiedeln, weil keine hinderlichen Zellwände zu überwinden sind. Wahrscheinlich erfolgt das Eindringen in die Zellumina (wie bei Acrospermum) dann durch Haustorien oder von ihnen ausgehende Hyphen an vielen Stellen im Bereich des Infektionsrandes. Ohne Luftmyzel müßten die Parsiten (wie etwa Bryostroma necans) in einer geschlossenen Front vordringen.

3) Die abgestorbenen Moose sind von intrazellulären Hyphen durchzogen, die im Gegensatz zu interzellulären oder oberflächlichen immer einen verheerenden Einfluß auf die Zelle beziehungsweise den Organismus ausüben.

Hexenringe oder kreisförmig zonierte Infektionen von Bryophyten bergen noch viele Geheimnisse. Die bisher bekannt gewordenen Beziehungen zu den Wirten, die entweder ganz (durch Acrospermum) oder auf verschiedene Weise zum Teil (bei denen der Polargebiete) abgetötet werden, lassen kaum erwarten, daß damit alle Möglichkeiten erschöpft sind, zumal erst nekrotrophe Höhere Pilze und Musci, aber weder Lebermoose noch Niedere Pilze als Partner festgestellt wurden.

Begleitpilze

Um die Frage zu klären, ob Acrospermum adeanum anderen, insbesondere saprophytischen Arten die Besiedlung erleichtert, sollte die Begleitflora möglichst genau erfaßt werden. In den zweiundvierzig zur Verfügung stehenden Proben konnte fünfmal Epibryon muscicola (RACOV.) DÖBB. coll., dreimal Bryorella acrogena DÖBB., einmal B. punctiformis DÖBB. und zwei Coelomyceten je einmal entdeckt werden. Die beiden erstgenannten, weit verbreiteten und häufigen Species wachsen gerne auf leicht geschädigten Pflanzen, die durchaus einem gesund aussehenden Rasen eingesprengt sein können. Eine Beziehung zu Acrospermum ist ebenso unwahrscheinlich wie bei den Imperfekten, zumal sie in keinem Fall auf die Infektionsstellen selbst beschränkt sind, sondern auch außerhalb vorkommen, also offensichtlich bereits vor der Ansiedlung des Nekrotrophen vorhanden waren.

Bryorella punctiformis kam dagegen nur an abgestorbenen und veralgten Stellen vor, wie sie im Zentrum der Herde herrschen. Ähnliches gilt für Bryosphaeria epibrya (RACOV.) DÖBB., die RACOVITZA (1959: 76) einmal auf von Acrospermum angegriffenen Moosen fand. Nun stehen aber diese Beispiele viel zu vereinzelt da, als daß von einer Sukzession mit Acrospermum am Anfang die Rede sein könnte. Vielleicht erfolgen Zerstörung und Abbau des Substrates einfach zu rasch und gründlich, um anderen Pilzen noch Lebensbedingungen zu ermöglichen.

Vorkommen

Der Pilz ist durch etwa fünfzig Aufsammlungen aus Deutschland, Italien, Jugoslawien, Österreich, Rumänien und USA belegt. Wie ungleichmäßig die einzelnen Gebiete berücksichtigt sind, geht schon daraus hervor, daß dem einen jugoslawischen Fund aus Montenegro neunundzwanzig österreichische gegenüberstehen, von denen alleine fünfzehn aus dem Grazer Bergland stammen. Die eher seltene und oft vergeblich gesuchte Art kann gebietsweise reichlich auftreten (zum Beispiel im August 1975 im Hochlantschgebiet, Steiermark).

Die Auswertung der Sammeldaten läßt ebensowenig eine klare Beziehung zwischen Fruchtkörperbildung und Jahreszeit erkennen wie bei fast allen Moosbewohnern, wenn auch die kühleren Monate beziehungsweise höheren Lagen im Sommer bevorzugt zu werden scheinen. Wie grundsätzlich bei nekrotrophen Parasiten erweist sich die Durchsicht bryologischer Herbarien als gar nicht lohnend: Nur zwei der Nachweise entstammen Moosproben, deren (äußerst spärlicher Pilzbesatz) von ihren Sammlern nicht beachtet worden war. Diese für andere bryophile Gruppen so ergiebige Quelle zur Materialbeschaffung versagt hier ver-

ständlicherweise, da ja niemand verfärbte und kranke Moose hinterlegt.

Bei der Suche in kalkhaltigen Gebieten nach den beschriebenen Infektionsherden verdienen pleurocarpe Fels- oder Rindenbewohner die größte Beachtung. Sofern Acrospermum adeanum fruktifiziert, läßt sich die Sippe am Standort eindeutig ansprechen - eine Seltenheit bei Pilzen, die im Gelände oft nicht einmal erkennbar sind.

Fundorte: (Die eingeklammerten Zahlen kennzeichnen die Wirte.)

Deutschland, Unterfranken: zwischen Mitgenfeld und Brückenau im Rhöngebirge, (4), XII. 1915 A. ADE (Typus; non vidi; nach v. HÖHNEL 1919); im selben Gebiet, (25), XI. - I., A. ADE (nach ADE 1923); im selben Gebiet, (18, 25), 6. XII. 1915 A. ADE (GZU). - Niederbayern: BayerischerWald, Waldhäuser im Kreis Grafenau, (25), 1050 m, IX. 1960 R. GRÜTZMANN (-), (M). - Oberbayern: München-Unterföhring, Poschinger Weiher, (26), II. 1976 P. D. (Dö 2288). Botanischer Garten in München-Nymphenburg, (28), XI. 1977 P. D. (Dö 2779 in M). Isarauen südlich Grünwald bei München, (15), V. 1976 P. D. (Dö 2332 in M). Windachtal unterhalb Windach südlich Geltendorf, (18), XII. 1973 J. POELT (Po). Längentalalm westlich Lenggries im Isartal, (23), um 1000 m, VIII. 1977 P. D. (Dö 2566 in GZU). Mangfallgebirge, Hänge zwischen Rotwand und Spitzingsee, (25), um 1200 m, X. 1977 P. D. (Dö 2738 in GZU, Dö). - Allgäu: Oberstaufen, (25), A. ADE (nach ADE 1923).

Italien, Provinz Bozen: Furglauer Schlucht oberhalb des Eppaner Höhenweges, (17), 1410 m, X. 1976 P. D. (Dö 2370). Eppaner Höhenweg, (17), 800-1000 m, X. 1975 H. HERTEL & P. D. (M). Hänge östlich Leifers, (6, 17), 300-350 m, X. 1975 H. HERTEL & P. D. (M).

Jugoslawien, Montenegro: Komovi-Gebirge, zwischen der Paßhöhe Tresnjevik und dem Vasojevicki kom, (25), ca. 1570-1810 m, VII. 1974 J. POELT (GZU).

Österreich, Burgenland: Burg in Güssing, (28), XI. 1972 J. POELT & P. D. (Dö 452). Bergen bei Jennersdorf, (3), III. 1974 J. POELT & P. D. (ZT, Po). - Kärnten: unterste Hänge des Dobratsch bei Villach, (17), IX. 1974 J. POELT (Dö 1884 in GZU). Vellacher Kotschna südlich Bad Vellach, (25), 980-1020 m, VIII. 1975 J. POELT & P. D. (Dö 1989 in GZU, ZT, Dö); mit denselben Angaben, aber (12, 13), (Dö 1995). - Salzburg: Tauglbachtal zwischen dem Ort und dem See Hintersee, (14, 31), 800-1000 m, VII. 1977 P. D. (Dö 2855). Seisenbachschlucht bei Lofer, (25), A. ADE (nach ADE 1923). - Steiermark: Hochschwab-Gruppe, Hänge zwischen Seeberg Sattel und Seeleiten, (31), 1340-1400 m, VI. 1972 J. POELT & P. D. (Dö 266 in M). Grazer Bergland, Hochlantsch-Gebiet, Hänge zwischen Bärenschützklamm, Schweiger Alm und Wirtshaus "Zum Guten Hirten", 690-1180 m, 9. VIII. 1975 P. D.,

10 unabhängig voneinander gesammelte Belege: (1) Dö 2005; (17) Dö 1994 in GZU; (5, 30) Dö 2007; (8, 14, 16) Dö 1985 in GZU; (8) Dö 2003 in M; (14, 23) Dö 2004 in M; (14) Dö 1996 in M; (5, 17) Dö 2000 in GZU, Dö; (3, 8, 17) Dö 2002; (17) Dö 2008. Hänge zwischen dem Heuberg und der Buchebene nahe der Roten Wand bei Mixnitz, (8, 17), 890 m, V. 1974 P. D. (GZU); im selben Gebiet, (11), 950-1000 m, IX. 1974 P. D. (GZU). Nordwestseite des Schöckels, (9, 21, 28, 30), um 1050 m, VII. 1973 P. D. (GZU). Fuß der Leber nördlich Graz, (17), 500-550 m, III. 1975 P. D. (Dö 1905 in M); mit denselben Angaben, aber (27, 29), 550-600 m (Dö 1907). Straßenrand oberhalb Hitzendorf, südwestlich Graz, (8, 10), III. 1973 J. POELT (Po). Kaiserwald bei Wundschuh, (8), um 320 m, VI. 1972 P. D. (Dö 319 in GZU). Kapfensteiner Berg bei Fehring, östlich Feldbach, (8), um 450 m, V. 1972 P. D. (Dö 199). Weinstraße südlich Gamlitz, (3, 15), V. 1972 J. POELT & P. D. (Dö 145). - Tirol: Hänge östlich des Achensees gegen den Rofan, (31), 950-1000 m, X. 1976 P. D. (Dö 2396). Beim "Oberen Jäger" gegenüber von Hall, (2), VIII. 1913 V. SCHIFFNER (-), in Crypt. exs. mus. hist. nat. vind., Nr. 4151, sub Amblystegium juratzkanum, (GZU).

Rumänien, Transilvania: reg. Cluj, in silva "Făget" apud Cluj, (6, 8), VIII. 1940 A. RACOVITZA (Typus von Acrospermum savulescui; non vidi, nach RACOVITZA 1941); mit denselben Angaben, aber (6), VIII. 1941, Herb. mycol. romanicum, Nr. 1465, sub Acrospermum adeanum, (M). - dép. Dâmbovița: aux environs del la commune Bădulești (an mehreren Orten), (3, 8, 18, 19, 20, 22, 24, 26), Sommer 1941 A. RACOVITZA (nach RACOVITZA 1946). - reg. Ploiești, r. Cîmpina: Valea Albă, Bușteni, (32), VIII. 1959 sowie reg. București, r. Stalin: Tunari, r. Grivița Roșie: Mogoșoaia - Chitila und r. Snagov: Snagov, (7, 8, 18, 19, 26), IX. - XII. 1959 A. RACOVITZA (nach RACOVITZA 1960).

USA, Michigan: upper Peninsula, Mackinac Co., Borrow pit an der Big Knob Road, 46°4' N, 85°35' W, (Hypnobryales, sp. indet., in soc. Epibryon muscicola coll.), VIII. 1977 J. POELT (GZU).

Zusammenfassung

Acrospermum adeanum, ein nekrotroph parasitischer Ascomycet, wird an Hand eigener Funde beschrieben. Die Sporen zerbrechen auf eine besondere Weise und keimen mit Konidienträgern. Der Pilz verursacht zonierte Infektionsherde, die mit solchen der Polargebiete vergleichbar sind. Das Wirtsspektrum, insbesondere pleurocarpe Fels- und Rindenmoose, wird in systematischer und ökologischer Hinsicht diskutiert. Die Art läßt sich während des ganzen Jahres in kalkhaltigen Gebieten (Mittel-)Europas sammeln.

Für kritische Hinweise danke ich den Herren Prof. Dr. E. MÜLLER und Prof. Dr. J. POELT. Herrn Dr. F. KOPPE und Herrn R. LOTTO bin ich für die Bestimmung teilweise schlecht entwickelter und spärlicher Moose dankbar.

Literatur

ADE, A. 1923: Mykologische Beiträge. - Hedwigia 64: 286-320.

BLUMER, S. 1967: Echte Mehltaupilze (Erysiphaceae). - Jena: Gustav Fischer.

DÖBBELER, P. 1978: Moosbewohnende Ascomyceten I. Die pyrenocarpen, den Gametophyten besiedelnden Arten. - Mitt. Bot. München 14: 1-360.

ERIKSSON, O. 1967: On graminicolous Pyrenomycetes from Fennoscandia. 2. Phragmosporous and scolecosporous species. - Ark. Bot., N. S. 6: 381-440.

FREY, W. 1977: Neue Vorstellungen über die Verwandtschaftsgruppen und die Stammesgeschichte der Laubmoose. - In W. FREY, H. HURKA, F. OBERWINKLER (Hrsg.): Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen, pp. 117-139. - Stuttgart, New York: Gustav Fischer.

HAWKSWORTH, D. L. 1973: Thyronectria antarctica (SPEG.) SEELER var. hyperantarctica D. HAWKSW. var. nov. - Brit. Antarct. Surv. Bull. 32: 51-53.

HÖHNEL, F. von 1919: Fragmente zur Myokologie (XXIII. Mitteilung, Nr. 1154-1188). - Sitzungsber. Kaiserl. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl., Abt. 1, 128: 535-625.

INGOLD, C. T. 1978: Spore discharge in Acrospermum. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 70: 287-289.

LONGTON, R. E. 1973: The occurrence of radial infection patterns in colonies of polar Bryophytes. - Brit. Antarct. Surv. Bull. 32: 41-49.

LUTTRELL, E. S. 1951: Taxonomy of the Pyrenomycetes. - Univ. Missouri Stud. 24(3): 1-120.

NYHOLM, E. 1954-1969: Illustrated moss flora of Fennoscandia, II. Musci. - Lund, Stockholm.

PIROZYNSKI, K. A. 1977: Notes on hyperparasitic Sphaeriales, Hypocreales and 'hypocreoid Dothideales'. - Kew Bull. 31: 595-616.

RACOVITZA, A. 1941: Acrospermum savulescui n. sp. (champignon ascomycète) vivant sur mousses. - Bull. Sect. Sci. Acad. Roumaine 23 (8): 401-407.

-- 1946: Notes mycologiques. - Bull. Sect. Sci. Acad. Roumaine 29(1): 50-77.

RACOVITZA, A. 1959: Étude systématique et biologique des champignons bryophiles. - Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., sér. B., Bot. 10 (fasc. 1): 1-288.
-- 1960: Contribuţii la cunoaşterea ciupercilor briofile din R. P. Romînă. - Comun. Acad. Republ. Populare Romine 10(12): 1111-1115.
SAVILE, D. B. O. 1968: Possible interrelationships between fungal groups. - In G. C. AINSWORTH, A. S. SUSSMAN (eds.): The Fungi III, pp. 649-675. - New York, San Francisco, London: Acad. Press.
SHERWOOD, M. A. 1977: The Ostropalean fungi. - Mycotaxon 5: 1-277.
WEBSTER, J. 1956: Conidia of Acrospermum compressum and A. graminum. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 39: 361-366.
WILSON, J. W. 1951: Observations on concentric 'fairy rings' in arctic moss mat. - J. Ecol. 39: 407-416.